Aus dem Zoologischen Institut München.

Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden.

Inaugural-Dissertation

der

Philosophischen Fakultät (Sektion II) der Ludwig-Maximilians-Universität München.

Der Fakultät zur Zensur am 19. Februar 1906 eingereicht

von

Alexander Jssakówitsch.

Mit 12 Tabellen.

Sonder-Abdruck
aus dem
Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte
Bd. 69. 1906.
Verlag von Friedrich Cohen in Bonn.

Aus dem Zoologischen Institut München.

Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden.

Von **Alexander Jssakówitsch.**

Mit 12 Tabellen.

Einleitung.

In den berühmten Beiträgen zur Naturgeschichte der Daphnoiden begründete A. Weismann (1) die Lehre von der cyklischen Fortpflanzung dieser Tiere. Er glaubte nachgewiesen zu haben, dass die Veränderung der äusseren Lebensbedingungen keinen modifizierenden Einfluss auf die Fortpflanzungsart der Daphnoiden ausüben könne. Unter cyklischer Fortpflanzung verstand Weismann eine Art Heterogonie — es werde die parthenogenetische Fortpflanzung (durch Sommereier) nach einer bestimmten Zahl parthenogenetischer Generationen von der geschlechtlichen Fortpflanzung (durch Dauereier) abgelöst. Die Zahl der zwischen zwei Geschlechtsperioden gelegenen parthenogenetischen Generationen sei eine für jede Art eigentümliche — sie sei um so kleiner, je häufiger die Kolonien der betreffenden Art von Vernichtungsperioden heimgesucht werden, um so grösser, je seltener Vernichtungsperioden eintreten. Solche Arten, welchen regelmässig nur einmal im Jahre die Existenzbedingungen (durch die Winterkälte) entzogen werden, haben den längsten Cyklus; Arten, welche sehr häufig der Vernichtung (durch Austrocknen, Kälte etc.) ausgesetzt sind, haben einen sehr kurzen Cyklus. Im ersten Fall kann sich nur ein Cyklus im Jahr abspielen, im letzteren deren zwei oder mehrere. Daher unterscheidet Weismann mono- und polycyklische Arten. Diese Verschiedenheiten in der Form der Fortpflanzung, in der Aufeinanderfolge der Generationen, sind also im Anschluss an die äussern Existenzbedingungen, im Kampf ums Dasein, entstanden, jedoch allmählich zu festen Einrichtungen geworden, die unabhängig von den äussern Lebensbedingungen sind.

Diese Lehre A. Weismanns bedeutete für viele Zoologen die endgültige Lösung der Fortpflanzungsfrage bei den Daphnoiden. Wie konnte es auch anders sein? Brachten doch alle Anhänger

der Ansicht, dass das Abwechseln der Perioden der parthenogenetischen und geschlechtlichen Fortpflanzung durch äussere Lebensbedingung bewirkt wird, viel mehr theoretischer Erwägungen als exakte Beobachtungen. Weismann würdigte die betreffenden Arbeiten von Herbert Spencer, Kurz (2) und Schmankewitsch (3) eingehender Besprechung und wies die Unzulänglichkeit ihrer Beweisführung mit Deutlichkeit nach.

Auf andern Gebieten zeitigte dagegen der Gedanke, dass die äussern Existenzbedingungen geschlechtsbestimmend wirken, wichtige Resultate.

An kryptogamen Pflanzen wurden Beobachtungen gewonnen, die von hohem Interesse sind. Ich will sie nur in Kürze erwähnen, da sie ausführlich in den Arbeiten von Oskar Schultze (6) („Zur Frage von den geschlechtsbestimmenden Ursachen"), Cuénot (7) (Sur la determination du sexe chez les animaux), Lenhossék (20) (Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen) etc. besprochen werden.

K. Prantl zeigte, dass die Prothallien von Osmunda regalis und Ceratopteris thalictroides auf stickstofffreier Nährlösung kultiviert nur männliche Geschlechtsprodukte entwickelten; die Bildung weiblicher Geschlechtsprodukte trat aber sofort nach Zusatz von Ammoniak zur Nährlösung auf. Auch dichte Aussaat, die einer schlechteren Ernährung der entstehenden Pflanzen entspricht, veranlasst bei Osmunda das Überwiegen der die männlichen Geschlechtsprodukte entwickelnden Vorkeime.

C. Klebs stellte fest, dass durch ungenügenden Lichtzutritt bei Farnprothallien das weibliche Organ mit Sicherheit unterdrückt werden kann — sodass aus zwittrigen Pflanzen rein männliche werden. Dasselbe Resultat erzielte er an der Alge Vaucheria repens durch Aufzucht in verdünnter Luft.

Buchtien fand, dass bei dichter Aussaat der Sporen von Equisetum die männlichen Prothallien in stark überwiegender Mehrzahl auftraten; bei dünner Aussaat die weiblichen dagegen die gleiche Zahl mit den männlichen aufwiesen.

Auf Sand oder Wasser ausgesäte Sporen entwickelten sich entweder garnicht oder nur zu männlichen Prothallien.

Equisetum pratense erzeugte auf gutem Nährboden weibliche Geschlechtsprodukte, auf magern Sand verpflanzt — nur noch männliche.

Auch unter den Phanerogamen kennen wir ein Beispiel, an dem die geschlechtsbestimmende Wirkung äusserer Existenzbedingungen sehr deutlich vor Augen geführt werden kann, — die monocotyle Maispflanze. K. Müller und Cugini haben beobachtet, dass bei Dichtsaat die kolbenartigen weiblichen Blütenstände unentwickelt bleiben; pflanzt man aber Maiskörner an sonnigen Plätzen einzeln und sorgt für reichliche Ernährung, so entwickeln sich die weiblichen Blütenstände sehr schön.

Für niedere Tiere glaubten Nussbaum (8) und Maupas ganz unzweideutige Resultate erzielt zu haben. Nussbaum kam zum Ergebnis, dass bei dem Hermaphroditen Süsswasserpolypen Hydra die Ernährung geschlechtsbestimmend wirke, indem bei reichlichem Futter rein weibliche, bei ärmlichem Futter rein männliche Individuen entstehen. Er beobachtete, dass entsprechend dem Grade der Ernährung derselbe Polyp Eier oder Hoden erzeugte.

Diesen Resultaten schliessen sich die an Hydatina senta (Rädertier) von Maupas (10, 11, 12) und Nussbaum (9) erzielten aufs engste an.

Maupas fand, dass in Wärmekulturen 85—95 % der Weibchen Eier legten, die sich zu Männchen entwickelten, während in Kältekulturen die grosse Mehrzahl der Weibchen (76—88 %) Eier legte, aus denen sich weibliche Tiere entwickelten. Er schrieb daher der Temperatur einen geschlechtsbestimmenden Einfluss zu.

Nussbaum, der die Untersuchungen Maupas wiederholte und seine Angaben prüfte, fand, dass es sich dabei nicht um die Einwirkung der Temperatur, sondern um die Einwirkung der Ernährung handelte. Er zeigte, dass, „wenn bei hoher Temperatur nur wenige Weibchen in den kleinen Aquarien gezüchtet werden, nie Männchen auftreten; dass aber, sobald infolge der hohen Temperatur die Zahl der Weibchen sich schnell vermehrt — Hunger eintritt und mit ihm die Männchen erscheinen".

Lenssen hat die Nussbaumschen Resultate bestätigt.

Alle diese an Pflanzen und Tieren gewonnenen Tatsachen sind geeignet die Lehre Weismanns von der cyklischen Fortpflanzung der Daphnoiden etwas zweifelhaft erscheinen zu lassen. Die in den Jahren 1892 und 1895 erschienenen Arbeiten von de Kerhervé (4, 5) „De l'apparition provoquée des ephippies chez les Daphnies" und „De l'apparition provoquée des males chez les Daphnies" brachten einige Beobachtungen über die Einwirkung

verschiedener Ernährung auf die Fortpflanzungsweise der Daphnia magna. De Kerhervé fand, dass durch reichliche Ernährung die parthenogenetische Fortpflanzung der Daphnia magna unendlich lang hinausgezogen werden kann, während durch mangelhafte Ernährung man das Auftreten von Ephippien und Männchen herbeizuführen imstande sei. Doch kann man sich beim Durchlesen der genannten zwei Arbeiten des Eindruckes nicht erwehren, dass die Beobachtungen sehr flüchtig und ohne die nötige Sorgfalt und Genauigkeit gemacht wurden. Die angeführten Versuche lassen vieles an Deutlichkeit zu wünschen übrig und sind beinahe ausschliesslich an grossen Massen von Tieren ausgeführt worden, wobei die Sterblichkeit und die Regulierung der Ernährung kaum genau kontrolliert werden konnten. Immerhin trugen auch diese Untersuchungen bei, die Ansichten Weismanns noch zweifelhafter erscheinen zu lassen.

Die von mir auf Anregung von Herrn Professor R. Hertwig im Sommersemester 1904 begonnenen Untersuchungen hatten nun das Ziel, durch möglichst genaue Kulturführung einerseits tiefer in die Frage nach den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei den Daphnien einzudringen, andererseits die Ansichten Weismanns über die cyklische Fortpflanzung zu prüfen. Es galt die Lebensbedingungen der Tiere auf verschiedene Weise zu verändern und die Resultate untereinander zu vergleichen. Die Versuche stellte ich an isolierten einzelnen Tieren an, die ich auch von ihrer Nachkommenschaft trennte; dieses Vorgehen erhöht die Schwierigkeit der Kulturführung, hat aber den grossen Vorteil für sich, dass es ein vollkommeneres Überwachen und möglichste Würdigung aller Vorgänge an jedem einzelnen Individuum gestattet. Im folgenden will ich nun über die Ergebnisse, welche ich

1. durch das Studium der Temperatureinwirkungen bei gleichen Ernährungsbedingungen und
2. durch das Beobachten der Einwirkung verschiedentlicher Ernährungsbedingungen bei gleicher Temperatur erzielt habe, berichten.

Experimenteller Teil.

Für meine Versuche dienten mir Simocephalus vetulus O. F. Müller und Daphnia magna Straus; zuerst werde ich die am ersten Tier erzielten Resultate besprechen, worauf die auf den ersten Blick sonderbaren Erscheinungen, welche ich bei

den Kulturen von Daphnia magna kennen lernte, leichter verständlich sein werden. Simocephalus vetulus fand ich in den ersten Tagen des Februars 1905 in grosser Anzahl in einem die Zeit vorher täglich kontrollierten Zuchtglas des Instituts. Die Tiere waren in dem Gefäss, das Schlamm enthielt, neu aufgetreten, somit aus den Dauereiern hervorgegangen. Mit diesen Tieren stellte ich nun Versuche an, die mir über die Wirkung der Temperatur und Ernährung klare Auskunft gaben.

Wirkung der Temperatur.

Die Kulturen führte ich bei drei verschiedenen Temperaturen:

a) Wärmekultur 24° C. b) Zimmerkultur 16° C. c) Kältekultur 8° C.

a) Wärmekulturen.

In einem 1 m langen, 1/2 m breiten und 20 cm hohen mit Wasser gefüllten Zinkgefäss wurde ein Drahtnetz angebracht, in dessen Maschen ich zahlreiche 200 ccm fassende Bechergläser so einhängte, dass sie nur mit dem obern Rand über Wasser waren. Das Wasser im Zinkgefäss wurde durch Gasflammen von unten erwärmt und die Temperatur durch einen Quecksilbertermoregulator auf 24° C fixiert. In zwei Gläser wurde je eine Handvoll Schlamm und pflanzlichen Detritus gebracht, mit Wasser bis zu 3/4 der Höhe des Glases übergossen und ein kleiner Zweig von frischer Elodea densa hineingeworfen. In beide Gläser wurde je ein parthenogenetisches Simocephalus Weibchen hineingegeben. Die von diesen Weibchen abstammenden Jungen wurden sofort in neuen ebenso hergerichteten Gläsern vom Muttertier isoliert. Ihre Nachkommenschaft wiederum getrennt erzogen usw. Die von dem einen Muttertier abstammende Zucht will ich mit „Wärmekultur A“, die vom andern Muttertier ihren Ursprung nehmende mit „Wärmekultur B“ bezeichnen.

Wärmekultur A

ergab vom 6. Februar bis zum 15. April sechs parthenogenetische Generationen mit 75 Würfen — ungefähr 500 Individuen. Alle Tiere waren parthenogenetische Weibchen! Die Kultur ist am 27. Mai ausgestorben. Die Zahl der Individuen hatte sich seit dem 15. April bis zum 27. Mai beinahe verdoppelt — doch waren es immer und immer wieder nur parthenogenetische Weibchen, die geboren wurden, kein einziges Männchen. Schliesslich hatte

die Kultur einen Punkt erreicht, wo ihre Fortpflanzungsfähigkeit zu erschlaffen begann: Die Weibchen bildeten jetzt seltener Eier oder es waren letztere entwicklungsunfähig und zerfielen im Brutraum des Muttertieres. Nach längerer Unfruchtbarkeit starben die senilen Weibchen eines natürlichen Todes. Tabelle I gibt den Stammbaum dieser Kultur, wie er am 15. April aussah, wieder. Für alle Tabellen gelten die folgenden Zeichen:[1])

Weibchen . . . . . ♀
Männchen . . . . . ♂
Ein leeres Ephippium . . . . .
Ein 1 Dauerei enthaltendes Ephippium

Wie man aus der Tabelle ersehen kann, zog ich nach der vierten Generation nicht alle Würfe weiter. Es würde eine nicht zu bewältigende Menge von Kulturgläsern ergeben haben. Es gab auch so Tage, wo ich 60 bis 70 Gläser kontrollieren musste.

Wärmekultur B

lieferte vom 6. Februar bis zum 15. April auch sechs Generationen mit 85 Würfen — ebenfalls rund 500 Tiere. Die grosse Mehrzahl der Tiere waren parthenogenetische Weibchen, doch traten in geringer Zahl hie und da auch Männchen und Weibchen mit befruchtungsbedürftigen Dauereiern auf. Je länger die Tiere der Temperatur von 24° C ausgesetzt waren, desto deutlicher trat die Tendenz zutage zur reinen Parthenogenesis überzugehen — in 80 % der beobachteten Fälle ist dieser Übergang tatsächlich konstatiert worden und ich glaube die Überzeugung aussprechen zu dürfen, dass bei einer noch längeren Fortführung der Kultur man diesen Übergang in jedem einzelnen Falle würde haben nachweisen können. Am 30. Mai habe ich diese Kultur, da sie nichts neues mehr zu bieten vermochte, abgeschlossen.

Tabelle II soll das Bild der Kultur, wie es am 15. April aussah, vor Augen führen. Der grösseren Übersichtlichkeit wegen löste ich die Tabelle II in drei Teile auf.

[1]) Die Zeichen bedeuten jedes nicht ein einzelnes Tier, sondern einen ganzen Wurf. Gemischte Würfe werden mit Rücksicht auf das Verhältnis in dem die Geschlechter darin vertreten sind, wie folgt bezeichnet:

♀ = ♂ (ebensoviel Männchen wie Weibchen)
♀ > ♂ (mehr Weibchen als Männchen)
♂ > ♀ (mehr Männchen als Weibchen).

Tabelle I (Wärmekultur A).

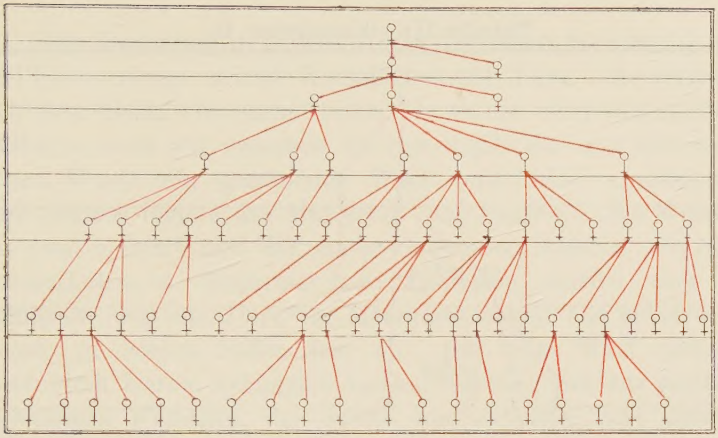


Tabelle IIa (Wärmekultur B).

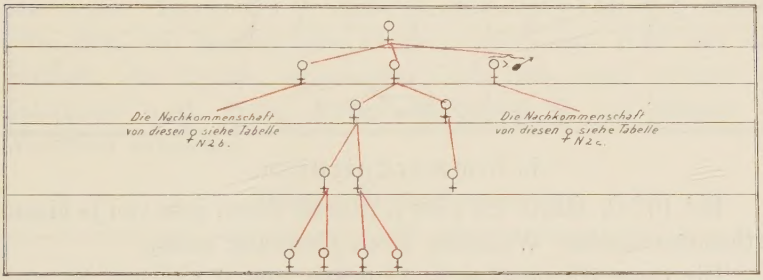


Tabelle IIb (Wärmekultur B).

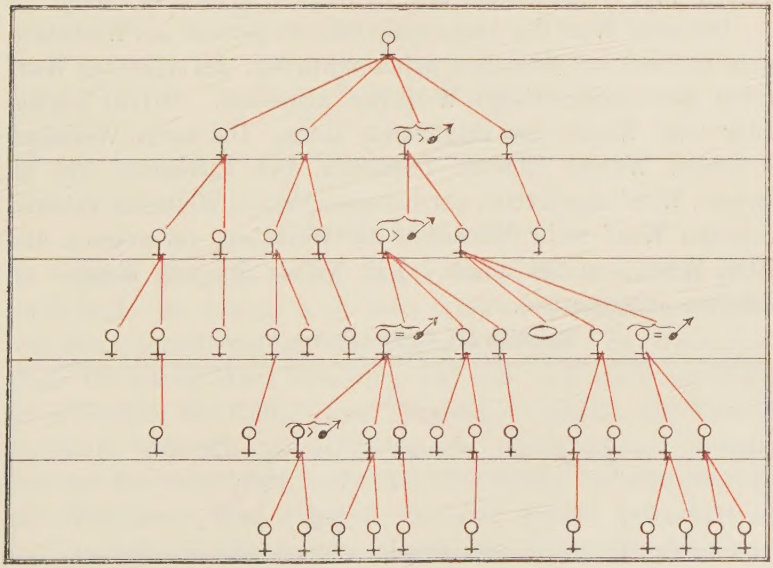
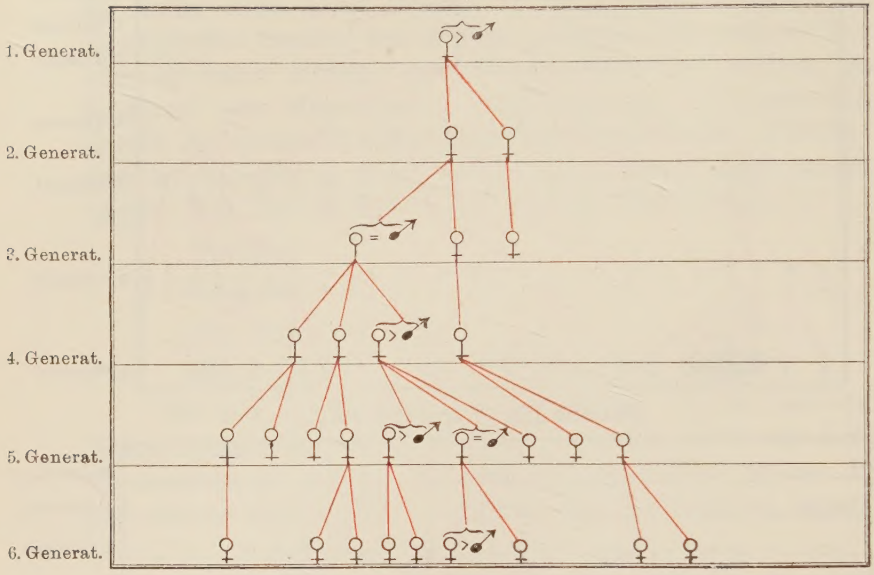


Tabelle IIc (Wärmekultur B).



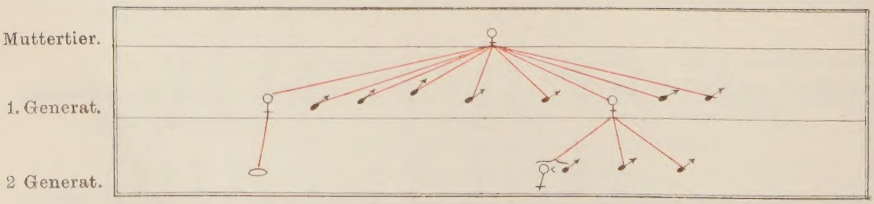
b. Zimmerkulturen.

Bei 16° C. führte ich zwei Kulturen, deren jede von je einem parthenogenetischen Weibchen ihren Ursprung nahm.

Die erste (Zimmerkultur A) ergab vom 6. Februar bis zum 15. April zwei Generationen mit 13 Würfen, etwa 100 Tiere.

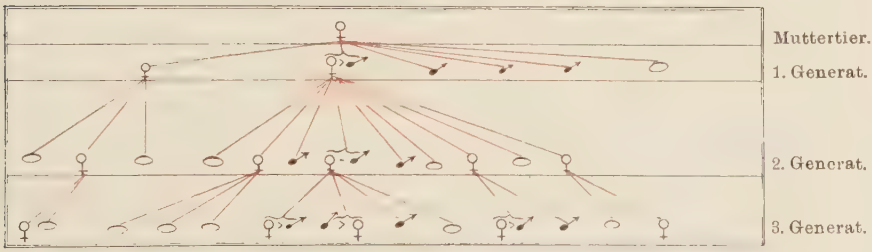
Der erste Wurf des Ausgangsweibchens bestand aus Weibchen, worauf fünfmal nur Männchen geboren wurden. Im siebenten Wurf wurden parthenogenetische Weibchen abgesetzt. Darauf folgten wieder zwei Würfe nur männlicher Tiere. Die sechs Weibchen des ersten Wurfes bildeten Dauereier und Ephippien, die im siebenten Wurf abgesetzten parthenogenetischen Weibchen gebaren im ersten Wurf mehr Männchen als Weibchen, im zweiten und dritten Wurf nur Männchen. Die Kultur ist aus Mangel an Weibchen ausgestorben.

Tabelle III (Zimmerkultur A).



Die Zimmerkultur B lieferte vom 6. Februar bis zum 15. April drei Generationen mit 31 Würfen etwa 250 Tiere. Sie verhielten sich dem Geschlecht nach ähnlich wie in der eben beschriebenen Kultur — doch war zwischen die rein weiblichen und rein männlichen Würfe ein gemischter Wurf vermittelnd eingeschaltet. Zum Schluss bildete das Muttertier ein Dauerei. Die Weibchen der zwei ersten Würfe der ersten Generation bildeten, wie in der Zimmerkultur A, Dauereier und Ephippien, warfen aber ihre Ephippien, weil die Tiere von Männchen isoliert und unbefruchtet waren, in beiden Fällen leer ab. Der erste Wurf nach abgestreiftem leerem Ephippium bestand immer nur aus parthenogenetischen Weibchen, der zweite war entweder rein männlich (selten wenigstens zur Mehrzahl männlich), oder bestand wiederum aus einem Ephippium. Nach Abwurf des letzteren wiederholte sich der beschriebene Vorgang: der erste Wurf war rein weiblich, der zweite männlichen Charakters oder wieder ein Ephippium usw. Diese Kultur ist ebenfalls aus Mangel an Weibchen erloschen.

Tabelle IV (Zimmerkultur B .

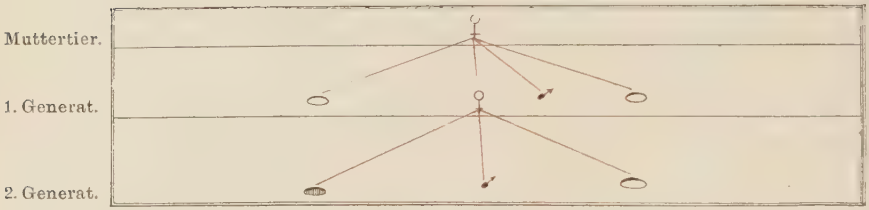


c. Kältekulturen.

Diese Kulturen waren immer kurz, daher wurden sie oft wiederholt; sie hatten eine noch stärkere Tendenz zur Bildung von Geschlechtstieren als die Zimmerkulturen. Es traten meist schon im ersten Wurf Männchen auf und bald starb aus Mangel an Weibchen die Kultur aus. Manchmal bildeten die Tiere, in die Kälte gebracht, sofort Ephippien. Nach Abwurf derselben bestand der erste Wurf, wenn das Tier vorher unbefruchtet war, aus Weibchen. War dagegen das Tier vorher befruchtet und das Dauerei im Ephippium abgeworfen, aus Männchen oder

wieder aus einem Ephippium. Es ist klar, dass diese Kulturen bald ausstarben. Als Beispiel einer Kältekultur möge Tabelle V dienen.

Tabelle V (Kältekultur).



Wenn wir nun die zitierten Resultate schon zusammenfassen wollten, so könnten wir den folgenden Satz aufstellen: „Die Temperatur ist eine geschlechtsbestimmende Ursache und zwar begünstigt die hohe Temperatur die Entwicklung der Eikeime zu parthenogenetischen Weibchen, die mittlere und niedere Temperatur die Entwicklung zu geschlechtlichen Tieren, mit von mittlerer zur niedrigen Temperatur steigender Kraft."

Die Resultate scheinen auch darauf hinzuweisen, dass die Ernährung vollkommen jedes Einflusses auf das Geschlecht der Daphniennachkommenschaft entbehrt. Nahrung wurde den Tieren in allen diesen Versuchen in gleich reichem Maße geboten und die Veränderungen im Geschlecht der Nachkommen verliefen parallel den Veränderungen der Temperatur. Um diesen zweiten Schluss auf seine Richtigkeit zu prüfen, erschien es angemessen, Versuche anzustellen, die speziell auf die Erforschung der Wirkung der Ernährung gerichtet wären. Dazu war es erforderlich, bei einer konstanten Temperatur die Tiere verschiedenen Ernährungsbedingungen auszusetzen.

Als konstante Temperatur wurde nun die hohe von 24° C. gewählt, da sie bei guter Ernährung die Parthenogenesis begünstigt und das Auftreten von Geschlechtstieren verhindert: wird ihr bei mangelhafter Ernährung dieselbe hohe Bedeutung zuzuschreiben sein?

Mit Rücksicht auf die grosse Schwierigkeit, eine allmähliche Abstufung in der Ernährung der Tiere zu erzielen (die Schwierigkeit ist in der Beschaffenheit des Nährstoffes — Detritus — gegeben), beschloss ich, mich auf Hungerversuche zu beschränken.

Ich brachte dazu die Tiere in reines filtriertes Wasser und liess sie längere Zeit (bis 8 Tage) in diesem ausharren. Zu diesen Versuchen wählte ich Weibchen, bei denen eben Eier in den Brutraum übergetreten waren; das tat ich, um später sicher zu sein, dass die nach diesen in den Brutraum gelangenden Eier ihre ganze Entwicklung bei mangelhafter Ernährung durchzumachen gezwungen waren. Ich berücksichtigte daher nur die Brut, welche sich aus diesen zweiten Eiern entwickelte; und diese Brut bestand immer aus Geschlechtstieren. Wenn nach acht Hungertagen das Muttertier dem Sterben nahe war, brachte ich es für drei bis vier Stunden in ein mit Futter versehenes Glas, worauf das Tier noch fünf bis sechs Tage im Hungerglas auszuharren und einen zweiten Satz Eier zur Entwicklung zu bringen imstande war, bevor es starb. Ungeachtet der hohen Temperatur waren die Jungen entweder Männchen oder Dauereier entwickelnde Weibchen. Das Muttertier brachte in zwei Fällen nach der ersten Hungergeburt ein Ephippium. Siehe Tabellen VI u. VII.

Tabelle VI (Hungerkultur).

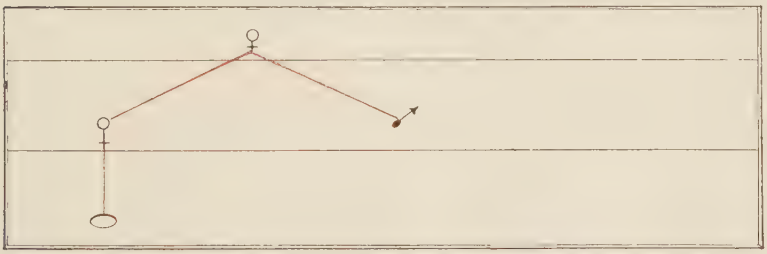
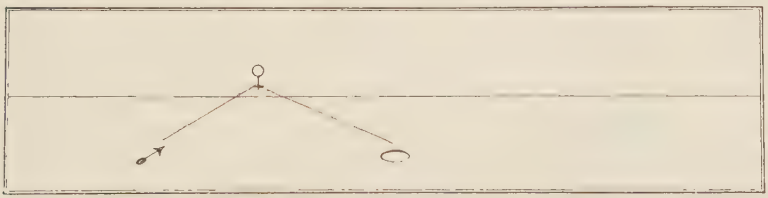


Tabelle VII (Hungerkultur).



Ehe ich nun aus den am Symocephalus vetulus gewonnenen Ergebnissen meine Schlussfolgerungen ziehe, will ich die interessanten Daphnia magna-Kulturen besprechen.

Im Sommersemester 1904 begann ich an dieser Spezies meine Untersuchungen, die bis zum Januar 1905 dauerten und

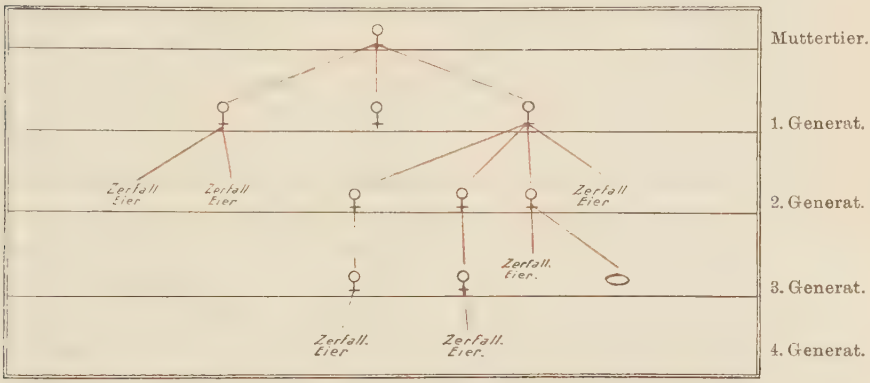
aller meiner Bemühungen, bestimmte Resultate zu erzielen, zu spotten schienen. Die Tiere holte ich aus dem Treibhaus einer Kunstgärtnerei; sie bewohnten dort ein Zementbassin, aus dem das Wasser zum Begiessen der Pflanzen geschöpft wird. Es sei mir gestattet, hier auf Einzelheiten einzugehen, da sie für die Ergebnisse der Kultur sich als von hoher Bedeutung erwiesen haben. Wie ich später vom Gärtner erfuhr, werden jeden Abend etwa 10 Eimer Leitungswasser in das Bassin eingelassen; das Wasser wird infolge der hohen Temperatur des Treibhauses über Nacht so warm, dass man am nächsten Morgen die Pflanzen damit begiessen kann. Da das Bassin etwa 30 Eimer fasst und immer eine Menge faulender Pflanzen und Erde enthält, so fanden die Tiere dort gute Existenzbedingungen und waren in überraschender Menge vorhanden.

Auf eben solche Weise, wie es für Symocephalus beschrieben wurde, setzte ich auch hier Kälte-, Zimmer- und Wärmekulturen an. Die in die Kälte oder in die Zimmertemperatur versetzten Tiere gingen meist, ohne sich fortzupflanzen, nach zwei, drei Tagen zu Grunde oder brachten eine spärliche Nachkommenschaft in die Welt, die bald zusammen mit dem Muttertiere einging. Und alle meine Bemühungen, die Tiere in diesen Temperaturbedingungen am Leben zu erhalten, blieben erfolglos: Ich änderte die Ernährung der Tiere (gab ihnen Diatomeen, faulendes Muschelfleisch, Paramaecien), durchlüftete die Gefässe, wechselte schliesslich täglich Wasser und Futter, nichts half.

Die Wärmekulturen gediehen besser, waren jedoch auch von kurzer Dauer, denn bald nach dem Ansetzen der Kulturen, öfters schon in der zweiten Generation trat hier eine Erscheinung ein, welche wir bei Simocephalus vetulus erst nach 4 Monaten andauernder Parthenogenesis (Wärmekultur A) beobachten konnten: Die Weibchen waren nicht mehr im Stande, sich parthenogenetisch weiter fortzupflanzen, sie bildeten immer seltener Eier und schliesslich konnten die gebildeten Eier sich nicht weiter entwickeln: sie zerfielen im Brutraum. Nachdem dieser Vorgang sich zwei- bis dreimal wiederholt hatte, starben die Tiere entweder ab oder bildeten Dauereier und Ephippien: letztere Erscheinung wurde dreimal registriert. In einem der drei Fälle zeigte das Ephippium eine etwas abnorme Gestalt. Tabelle VIII gibt eine der längsten Daphnia magna-Wärmekulturen wieder.

Da diese Kulturen den Simocephalus vetulus-Kulturen zeitlich vorausgingen, konnte ich mir lange Zeit über die sonderbaren Ergebnisse gar nicht klar werden. Erst im Zusammenhange

Tabelle VIII (Daphnia magna-Wärmekultur).



mit den am letzten Tier erzielten Resultaten wurden sie mir verständlich. Daher wende ich mich nun der Besprechung der am Simocephalus vetulus gewonnenen Tatsachen zu.

Folgerungen.

Die Hungerkulturen haben gezeigt, dass ausser der Temperatur auch die Ernährung ein geschlechtsbestimmender Faktor sei. Derselbe gewinnt noch mehr an Bedeutung, wenn wir der folgenden Erscheinung unsere Aufmerksamkeit schenken. Nach dem Abstreifen eines leeren Ephippiums besteht die nächstfolgende Brut (auch bei 16 und 8° C.) immer nur aus parthenogenetischen Weibchen. Diese Regel kennt keine Ausnahmen, und wir hätten doch, wenn die niedrige Temperatur einen unmittelbaren Einfluss ausüben würde, Geschlechtstiere zu erwarten gehabt. Daraus folgt, dass die Ursache dieser Erscheinung im Innern des Tieres zu suchen sei. Die Vorgänge im Innern des Weibchens sind nun folgende: Das unbefruchtete Dauerei wird im Eierstock aufgelöst und resorbiert, was bedeutet, dass dem Eierstock des Tieres die Nahrung in grosser Menge zugeführt wird. Man hat daher Ursache, die darauffolgende Geburt weiblicher Tiere auf diese reiche Ernährung zurückzuführen. Nach Geburt dieser Tiere werden die vorherigen Beziehungen zwischen Temperatur und Ernährung wieder hergestellt und die nächste Geburt bringt

bei niedriger Temperatur (8 oder 16° C.) wieder Geschlechtstiere in die Welt. Will es nicht scheinen, dass in diesem Vorgange alles zu Gunsten der Ernährung als geschlechtsbestimmender Ursache spricht?

Es lässt sich nun noch eine schwerwiegende Tatsache für die Wichtigkeit der Ernährung in der uns interessierenden Frage anführen. Diese Tatsache war schon Weismann bekannt, wurde aber meiner Meinung von ihm falsch gedeutet. Ich spreche von der interessanten Tätigkeit des Eierstocksepithels während der Sommereibildung. Das Epithel der Röhre, die bei den Daphnoiden als Eierstock funktioniert, besteht bei einem erwachsenen Individuum, wenn das Lumen der Röhre von Eigruppen und Eizellen ausgefüllt ist, aus so flachen Zellen, dass es längere Zeit übersehen wurde. Bei den eben geborenen Weibchen sind diese Zellen dagegen so blasig aufgetrieben, dass die Röhre wie ein Strang blasiger Zellen erscheint. Wenn nun aus dem Keimlager junge Keimzellen vorzudringen anfangen, so drücken sie sich in die Masse der blasigen Epithelzellen ein, die unter dem Einfluss des Druckes die sie anfüllende Flüssigkeit an die Keimzellen abgeben und selbst auf ihre unscheinbare Normalgrösse zusammenschrumpfen. Das ist ein Ernährungsvorgang — die Epithelzellen funktionieren gewissermassen wie Zwischenhändler —, sie beziehen aus dem umgebenden Medium, in dem der Eierstock liegt, Nährmaterial, verbrauchen es aber nicht für sich, sondern übergeben es dem vorrückenden Ei zu seiner Entwicklung. Sind die Eier reif und aus dem Eierstock in den Brutraum übergetreten, so imbibieren sich die zusammengeschrumpften Epithelzellen von Neuem von aussen und füllen wieder das ganze Eierstockslumen aus, um abermals ihren Inhalt an die nachrückenden neuen Eigruppen abzugeben.

Bei der Wintereibildung existiert dieser Vorgang nicht. Die Epithelzellen bleiben dabei flach und untätig, das Winterei wächst und ernährt sich auf Kosten der anderen Eikeimgruppen, die sich im Eierstock befinden. Warum funktioniert hier der Epithelzellenapparat nicht?

Weismann suchte diese Frage zu beantworten, indem er annahm, dass die Tätigkeit dieser Epithelzellen nur für die Schnelligkeit der Eibildung von Bedeutung sei und schloss daraus, dass bei der Dauereibildung, wobei es auf Schnelligkeit nicht

ankomme, die Tätigkeit der Epithelzellen überflüssig wäre und daher eingestellt wird. Meiner Ansicht nach ist diese Erklärung Weismanns nicht richtig.

Ich denke, dass Weismann hier den kausalen Zusammenhang der Erscheinungen nicht richtig aufgefasst hat; ich glaube nicht, dass die Epithelzellen ihre Tätigkeit einstellen, wenn ein Dauerei sich bildet, sondern umgekehrt, dass das Dauerei entsteht, wenn die Epithelzellen ihre Tätigkeit eingestellt haben. Den Grund hierfür erblicke ich in den Ernährungsverhältnissen des Tieres; wenn der Organismus des Tieres reich an freien Nährstoffen und Reservestoffen ist, so werden diese leicht durch Vermittlung der Eierstockepithelzellen den Eiern zugeführt. Ist der Organismus dagegen schlecht ernährt, so können die Epithelzellen ihm keine Nährstoffe entziehen und das in Entwicklung begriffene Ei nimmt seine Zuflucht zur Auflösung und Resorption jüngerer Keimgruppen, was die Entstehung eines Dauereies zur Folge hat.

Wenn wir nun annehmen, dass bei niedriger Temperatur die assimilatorische Tätigkeit der Zelle herabgesetzt wird und in Betracht ziehen, dass der Stoffwechsel eines in Entwicklung begriffenen Eikeimes ein viel intensiverer ist als der aller anderen Zellen des Organismus, so müssen wir daraus schliessen, dass bei niedriger Temperatur die Ernährung des Eies eine sehr ungünstige ist, da das Tier dem Eierstock nicht genügend Nährstoffe zuführen kann. Wir müssen daher erwarten, dass dann ein Dauerei oder die wegen ihrer geringen Grösse und Kurzlebigkeit weniger Nährstoffe bedürfenden männlichen Tiere im nächsten Wurf abgesetzt werden. Dass es sich tatsächlich so verhält, konnten wir aus den besprochenen Temperaturkulturen ersehen.

Ich hoffe, schon durch diese Beweisführung die Anschauung gekräftigt zu haben, für welche auch die folgenden Parallelkulturen sprechen, nämlich, dass die Ernährung eine geschlechtsbestimmende Ursache ist und dass die Temperatur nur indirekt durch Rückwirkung auf die assimilatorische Tätigkeit der Zelle diese Bedeutung besitzt.

Die Parallelversuche, die ich als letzten Beweis für die Berechtigung dieser Anschauung anführen will, stellte ich in folgender Weise an: Ich entnahm aus der Wärmekultur A die gesamte Nachkommenschaft eines parthenogenetischen Weibchens

(dem schon mehrere parthenogenetische Generationen vorausgegangen waren), teilte die Jungen in zwei gleich grosse Partien, beliess die eine davon unter den alten Temperaturverhältnissen (24° C), während ich die andere der Kälte (8° C) aussetzte und verglich die Vorgänge in den beiden Hälften der Brut untereinander. Diese Versuche stellte ich sechsmal an und die Resultate waren in allen Fällen so übereinstimmend, dass ich die folgenden zwei Tabellen als Typus derselben erläutern kann.

Tabelle IX.

Ausgangstiere: 2 Geschwisterweibchen der 4. Gen. (Wärmekultur A).

	24°	8°
Muttertiere	♀	♀
Nachkommen: 1. Wurf	♀	♀
2. Wurf	♀	♂
3. Wurf	♀	♂
4. Wurf		⬭
5. Wurf		⬭

Tabelle X.

Ausgangstiere: 10 Geschwisterweibchen der 6. Gen. (Wärmekultur A).

	24°	8°
Muttertiere	♀	♀
Nachkommen: 1. Wurf	♀	⬭
2. Wurf	♀	⬭
3. Wurf	♀	
4. Wurf		
5. Wurf		

In der Tabelle IX sieht man den Charakter der Nachkommenschaft zweier Geschwisterweibchen (aus der 4. Generation der Wärmekultur A), nachdem sie getrennt und das eine bei der Temperatur von 24° C belassen, das andere der Temperatur von 8° C ausgesetzt wurde, in zwei Parallelreihen neben einander wiedergegeben. Vor dieser Trennung lebten beide gemeinschaftlich bei der Temperatur von 24° C und hatten dreimal parthenogenetische Weibchen geboren. Das bei der ursprünglichen Temperatur belassene Weibchen pflanzte sich in der parthenogenetischen Weise unverändert fort, bis es altersschwach wurde und starb. Das in die Kälte versetzte Tier brachte dagegen einmal Weibchen, darauf zweimal Männchen und schliesslich zwei Wintereier zur Welt. Die folgende Erwägung veranlasst mich, zu glauben, dass es sich hierbei um keine direkte Temperatureinwirkung handelt: den poikilothermen Daphniden muss sich die Temperatur der Umgebung sofort mitteilen; daher wäre es, gesetzt, dass die Temperatur geschlechtsbestimmend wirke, zu erwarten, dass schon im ersten Wurf die durch die neuen Temperaturverhältnisse bedingte Wirkung sich offenbaren wird. Doch sehen wir in diesem Falle, wie in den Zimmer- und Kälte-

kulturen (Tabellen III, IV, V), dass die Veränderung allmählich Platz greift, eine Erscheinung, die auf eine langsamer wirkende Ursache hindeutet. Eine solche erblicke ich in der Ernährung. Wenn dieselbe durch die Temperatur auch sofort herabgesetzt wird, so wird dadurch der während des Lebens bei hoher Temperatur aufgespeicherte Vorrat an Nährmaterial nicht vernichtet und kommt noch den nächsten sich ausbildenden Eiern zugute. Wenn der Vorrat erschöpft ist, tritt mangelhafte Ernährung in ihre Rechte, und es entstehen Geschlechtstiere. Man könnte mir nun vorwerfen, dass das in der Tabelle X wiedergegebene Resultat dem Gesagten widerspreche, indem in diesem Fall sofort nach Übertragung der Tiere in die niedrige Temperatur Dauereier gebildet wurden. Die für die Tabelle X verwerteten Ergebnisse wurden an 10 Geschwisterweibchen, die der 6. Generation der Wärmekultur A entstammen, gewonnen. Um dem Vorwurf vorzubeugen, muss ich, etwas vorausgreifend, darauf hinweisen, dass die an Daphnia magna-Kulturen gemachten Erfahrungen mich überzeugt haben, dass ausser den äusseren Existenzbedingungen auch der jeweilige Zustand des Eierstockes eine gewisse Rolle als determinierender Faktor spielt. Es hat sich nämlich dabei herausgestellt, dass, je länger die Tiere sich parthenogenetisch fortpflanzen, desto grösser in ihnen die Tendenz wird zur geschlechtlichen Fortpflanzung überzugehen, desto leichter kann man sie durch eine geeignete Massregel dazu veranlassen.

Diese Anschauung gewann ich erst, nachdem ich die Daphnia magna-Kulturen mit den Simocephalus vetulus-Kulturen vergleichen konnte.

In der Simocephalus Wärmekultur A haben wir beobachtet, dass nach vier Monate lang dauernder erzwungener parthenogenetischer Fortpflanzung die Tiere keine entwicklungsfähigen Eier mehr zu erzeugen imstande waren. Die Eier, wenn sie überhaupt in den Brutraum gelangten, zerfielen dort. Im Eierstock waren also durch die zu stark ausgezogene Parthenogenesis Missstände eingetreten. Als ich zu diesem Schluss gelangte, wurden mir die an Daphnia magna Wärmekulturen beobachteten Ereignisse auf einmal vollkommen verständlich. Die Tiere stammten ja aus dem Bassin eines Treibhauses, in dem das Wasser notwendigerweise eine hohe Temperatur besitzen musste.

Die Tiere waren also, als ich sie holte, schon an dem Punkte der parthenogenetischen Entwicklung angelangt, den meine Simocephalus vetulus Wärmekulturen erst nach vier Monaten erreichten. Wenn mein Schluss richtig ist, so müsste es im Bassin immer Tiere geben, die zerfallende Eier im Brutraum aufweisen. Ich holte mir nun von neuem Tiere aus diesem Bassin und tatsächlich fand ich, da ich darauf achtete, in dem Fang von 110 Tieren, wovon mehr als die Hälfte im Brutraum Embryonen und Sommereier aufwiesen, — sechs mit zerfallenden Eiern im Brutraum und drei Weibchen mit Ephippien. Von den Ephippien war nur eins befruchtet. Das Bassin enthielt also auch Männchen, aber in sehr geringer Zahl — unter meinen 110 Tieren war zufällig kein einziges zu finden.

Die Beobachtungen geben für folgende interessante Erwägungen Veranlassung. Es sei mir gestattet hier etwas weit auszuholen.

R. Hertwig (13, 14, 15, 16, 17, 18, 19) ist durch seine Versuche an Protozoen zu dem Ergebnis gekommen, dass „für die Zelle ein Normalmaß des Kerns gegeben sei; dass übermässiges Ansteigen der Kernmasse Funktionsunfähigkeit der Zelle verursache und daher bei Protozoen Reorganisationen der Zelle nötig mache, unter denen die wichtigste in der Befruchtung gegeben sei."

Der nun von Hertwig eingeführte Begriff der „Kernplasmarelation" besagt, „dass für jede Zelle ein bestimmtes Grössenverhältnis von Kernmasse zu Zellmasse gegeben sei, welches man durch den Quotienten $\frac{K}{P}$ (d. h. Kernmasse durch Protoplasmamasse dividiert) ausdrücken kann." Zu diesem Resultat führten u. A. die an Aktinosphärium Eichhorni gemachten Beobachtungen. R. Hertwig fand, dass bei andauernden Futterkulturen die Kerne allmählich an Grösse gewannen. Schliesslich kamen Tiere zustande, mit Riesenkernen, „deren Durchmesser bis zum zehnfachen des gewöhnlichen Kerndurchmessers betragen konnte, was auf den Inhalt umgerechnet eine Zunahme der Kermasse auf das Tausendfache bedeutet. Das Ende des Prozesses war immer dasselbe: Der oder die Riesenkerne wurden ausgestossen; das zurückbleibende Protoplasma enthielt dann keine Kerne mehr und starb nach ein bis zwei Tagen ebenfalls ab. Innerhalb 14 Tagen gingen in der geschilderten Weise nach Tausenden von Individuen zählende

Futterkulturen bis auf spärliche Reste zu Grunde.“ Die Ursache welche den zum Untergang der Aktinosphären führenden Riesenwuchs der Kerne veranlasst haben mochte, sieht Hertwig in, der überaus starken durch übermässige Ernährung und Vermehrung bedingten Funktion der Zellbestandteile, welche an den Kern als dem leitenden Faktor zuerst zum Ausdruck kommt. Er sagt weiter:

„Im vorliegenden Fall würde nach meiner Ansicht durch die übermässige, in der Natur in solcher Ausdauer wohl schwerlich vorkommende Fütterung und durch das Ausbleiben der Befruchtung eine Überanstrengung der Zelltätigkeit eingeleitet worden sein, welcher die regulatorischen Einrichtungen nicht mehr gewachsen waren, sodass schliesslich das riesige Wachstum der Kerne zustande kommen konnte.“

Diese Vorgänge bezeichnet R. Hertwig mit den Worten „physiologische Degenerationen“.

An meinen Daphnia magna und Simocephalus vetulus Wärmekulturen haben wir nun Beobachtungen gewonnen, die den an Aktinosphärium Futterkulturen erzielten, vollkommen parallel zu verlaufen scheinen. Man wird durch den Gang der Wärmekulturen zu der Auffassung gedrängt, dass, wie bei Aktinosphärium so auch hier „die übermässige in der Natur in solcher Ausdauer wohl schwerlich vorkommende Fütterung und das Ausbleiben der Befruchtung“ zur physiologischen Degeneration der Eikeime führte. Die Eier wurden ja gegen Ende der Kulturen entwicklungsunfähig, zerfielen im Brutraum. Die Tatsache, dass hier und da Tiere mit physiologisch degenerierenden Eiern Dauereier ausbilden, muss infolge dieser Auffassung als ein Kernregnerationsvorgang verstanden werden, was um so leichter wird, als wir bei Cladoceren den bis jetzt rätselhaften Vorgang des Entstehens eines Eies aus einer grossen Menge Eikeimzellen vor uns haben. Wie bekannt zerfallen alle zur Bildung des Dauereies herangezogenen Eikeime ausser einem, dem eigentlichen Ei, allmählich zu einer Masse, in der die Kerne nicht mehr nachzuweisen sind; auf diese Weise entsteht ein grosses Dotterreiches Ei mit einem verhältnismässig kleinen Kern. Möglicherweise wird durch diese grosse Aneignung von Protoplasma die Kernplasmarelation des durch angestrengte Funktion in den Zustand physiologischer Degeneration gelangten Eikeimes zu einer für die Entwicklung gedeihlichen

zurückgeführt. Dadurch wird auch die gegenüber dem Subitanei auffallende Grösse des Dauereies verständlich; — durch das funktionelle Wachstum ist das K in $\frac{K}{P}$ grösser geworden — es muss also, um das alte Gleichgewicht in der Zelle wieder herzustellen, auch P eine entsprechende Vergrösserung erfahren. Um zu entscheiden, ob diese Folgerungen richtig sind, wäre es von grosser Wichtigkeit die Kernplasmarelation der Eikeime bei Tieren auf den verschiedensten Ernährungsstufen zu studieren. Würde es sich dabei herausstellen, dass das Verhältnis von Kern zu Plasma, was ich vermute, durch bestimmte andauernde äussere Wirkungen wirklich verändert wird, so muss das bis jetzt ausnahmslose Misslingen der Versuche bei höheren Tieren das Geschlecht zu beeinflussen, viel leichter verständlich werden: Die Kernplasmarelation der Eier wird bei hoch organisierten Tieren durch kompliziertere regulatorische Einrichtungen der Einwirkung äusserer Existenzbedingungen viel leichter Widerstand leisten können!

Für die Richtigkeit der Auffassung, dass die Dauereibildung ein Vorgang ist, der die durch lange parthenogenetische Entwicklung oder mangelhafte Ernährung gestörte Kernplasmarelation zu regulieren bestimmt ist, spricht noch die folgende an meinen Kulturen gewonnene Tatsache: Bei sinkender Temperatur oder Ernährung schliesst das Winterei die Reihe der Fortpflanzungsprodukte immer ab. (Das sahen wir an den Zimmer-, Kälte- und Hungerkulturen). Immer also, wenn durch einen langen und in derselben Richtung wirkenden Reiz die Eikeime in ihrer Ausbildung und Entwicklung stark behindert werden, tritt das Dauerei auf! Es will mir scheinen, dass wir es im Dauerei mit einer Einrichtung zu tun haben, welche im Anschluss an die Ausbildung der parthenogenetischen Fortpflanzungsweise entstanden ist, und die durch diese Fortpflanzungsart bedingte einseitige Veränderung der Kernplasmarelation zu regulieren bestimmt ist.

Wenn ich nun alles Gesagte zusammenfasse, so komme ich zu den folgenden Ergebnissen:

1. Die Ernährung und die Temperatur (letztere durch ihre Rückwirkung auf die Ernährung) sind ausschlaggebend für das Auftreten oder Verschwinden der Geschlechtstiere. Wenn die Ernährung des mütterlichen Organismus soweit gesunken ist, dass er nicht mehr imstande ist, dem Ei zu seiner Entwickung zum

Weibchen genügend Nährstoffe zu bieten — so entwickelt sich das anspruchslosere Männchen daraus. Sinkt die Ernährung des Muttertieres noch tiefer, ist es nicht mehr fähig das Ei wenigstens zum männlichen Tier zu entwickeln, so tritt eine grosse Anzahl primärer Eizellen zusammen, um auf Kosten der ganzen Menge ein einziges befruchtungsbedürftiges Winterei zu bilden.

2. Die Untersuchungen machen es wahrscheinlich, dass die geschlechtsbestimmende Wirkung der äusseren Existenzbedingungen in letzter Instanz auf die Beeinflussung der Kernplasmarelation der Eizelle zurückzuführen sein wird.

3. Aus dem Verlauf der Kulturen kann eine praktische Regel gezogen werden: Wenn man dauernd grosse Mengen von Daphniden besitzen will, so ist es ratsam zwei Kulturen nebeneinander zu führen — eine Hauptkultur bei 22° C und eine kleine Nebenkultur bei 8 bis 16° C. Die kleine Kultur bei der niedrigen Temperatur ist notwendig um die durch andauernde Parthenogenesis bald erschöpften Weibchen der Hauptkultur in gewissen Zwischenräumen teilweise durch kräftige, fortpflanzungsfähige aus der Nebenkultur ersetzen zu können. Durch die regelmässige Zufuhr kleiner Mengen fortpflanzungsfähiger Weibchen wird es möglich ununterbrochen grosse Mengen parthenogenetischer Tiere in der Hauptkultur zu züchten.

4. Eine cyklische Fortpflanzungsweise im Sinne Weismanns besitzen die Daphnoiden nicht.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Richard Hertwig für die mir zuteil gewordenen Anregung, Unterstützung und Entgegenkommen meinen innigsten Dank auszusprechen.

Herrn Assistenten Dr. Richard Goldschmidt bin ich für das meinem Studium entgegengebrachte Interesse aufs tiefste verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

1. Weismann, A.: Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. 1) Über die Fortpflanzung der Daphnoiden. Zeitschrift f. Wiss. Zool., Bd. 33. 2) Die Eibildung bei den Daphnoiden. Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd. 28. 3) Über die Wintereibildung bei Leptodora hyalina. Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd. 27.

2. Kurz, W.: Über androgyne Missbildung bei Cladoceren. Sitzgsb. d. K. Akademie d. Wiss. Wien, Bd. 69, 1874.
3. Schmankewitsch: Über das Verhältnis der Artemia salina zur Artemia Mülhausenii u. dem Genus Branchipus. Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd. 25.
4. Kerhervé, de: De l'apparition provoquée des ephippies chez les Daphnies. (Daphnia magna). Mém. soc. Z. France Tome, 5, 1892.
5. Derselbe: De l'apparition provoquée des males chez les Daphnies. Mém. soc. Z. France, Tome 8, 1895.
6. Schultze, O.: Zur Frage von den geschlechtsbestimmenden Ursachen. Arch. f. mikr. Anatomie u. Entwicklungsgesch., Bd. 63, 1903.
7. Cuénot, L.: Sur la détérmination du sexe chez les animaux. Bulletin Scientifique France et Belgique, Bd. 32, 1899.
8. Nussbaum, M.: Geschlechtsentwicklung bei Polypen. Sitzgsb. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde Bonn, 27. Febr. 1892.
9. Derselbe: Entstehung des Geschlechtes bei Hydatina. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 49.
10. Maupas: Sur la multiplication et la fécondation de l'Hydatina senta. Compt. rendus T. III 61, 1890.
11. Derselbe: Sur la fécondation de l'Hydatina senta. Compt. rendus T. III, 1890, p. 310.
12. Derselbe: Sur le determinisme de la sexualité chez l'Hydatina senta. Compt. rendus T. 113, 1891.
13. Hertwig, R.: Was veranlasst die Befruchtung bei Protozoen? Sitzgsb. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, 1899, 1. Heft.
14. Derselbe: Über physiologische Degneration bei Protozoen. Sitzgsb. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, 1900, 1. Heft.
15. Derselbe: Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitzgsb. d. Kgl. Bayr. Akad. d. Wiss., Bd. 32 1902, Heft 1.
16. Derselbe: Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitzgsb. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, Sitzungen vom 1. Nov. 1902 und 19. Mai 1903.
17. Derselbe: Über Korrelationen von Zell- u. Kerngrösse u. ihre Bedeutung für die geschlechtlichen Differenzieurng und die Teilung der Zelle. Biolog. Centralbl., Bd. 23, No. 2.
18. Derselbe: Über physiologische Degeneration bei Aktinosphaerium Eichhorni. Festschr. f. Ernst Heckel.
19. Derselbe: Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. d. deutsch. Zool. Ges. i. Breslau, 1905.
20. Lenhossék, M. v.: Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.
21. Korschelt u. Heider: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. P. 368 bis 396 u. P. 689 bis 692.
22. Jssakówitsch, Al.: Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. (Vorläufige Mitteilung.) Biol. Centralbl., Bd. XXV, 1905, p. 529.

Lebenslauf.

Ich, Alexander Jssakówitsch, geboren am 16./4. August 1883 in Odessa (Russland), bin der Sohn des erblichen Ehrenbürgers von Odessa Samoilo Jssakówitsch. Bin karaitischer Religion. Seit meinem 9. Lebensjahre besuchte ich das 4. Odessaer Gymnasium, welches ich im Jahre 1901 mit dem Reifezeugnis verlies. Im Herbst desselben Jahres bezog ich die kaiserliche Petersburger Universität, wo ich während eines Semesters die Vorlesungen der naturwissenschaftlichen Sektion der physiko-matematischen Fakultät hörte. Im Mai 1902 nach München übergesiedelt, liess ich mich an der 2. Sektion der philosophischen Fakultät der kgl. Ludwig-Maximilians Universität immatrikulieren. Ich studierte Zoologie bei Professor Dr. Richard Hertwig und besuchte die Vorlesungen der Professoren: v. Zittel, Giesenhagen, Rückert, v. Baeyer, Röntgen, Doflein, Hilger, Goebel und Goldschmidt.

München, 19. Februar 1906.

Druck von Aug. Weisbrod in Frankfurt a. M.